Beitrag zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Protomyces inundatus Dangeard

von

Dr. G. von Büren
Assistent am Botanischen Institut
der Universität Bern

Mit 5 Textfiguren und 2 Tafeln

Separat-Abdruck aus den Mitteilungen
der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
aus dem Jahre 1917

Bern :: K. J. Wyss Erben :: 1917

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
28 FEB 1955

G. von Büren.

Beitrag zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Protomyces inundatus Dang.

Dangeard (2) hat uns in einem sehr interessanten Aufsatz «Les Ancêtres des Champions supérieurs» mit der Morphologie und Cytologie von *Protomyces inundatus* bekannt gemacht. In Bezug auf die Vorgänge, die sich bei der Keimung der Chlamydosporen dieses Pilzes abspielen, schien aber noch einige Unsicherheit zu bestehen. Dangeard stellte nämlich bei dem von ihm untersuchten Pilz fest, dass im Gegensatz zu den Beobachtungen von de Bary und Fräulein Popta die Plasma-Umlagerungen, die zur Endosporenbildung führen, im Innern des Sporangium stattfinden, während die beiden letztgenannten Forscher die Bildung der Endosporen sich im austretenden Sporangium abspielen sahen. Auch Sappin-Trouffy (10), der schon im Jahre 1897 den Pilz untersucht hat, gibt seiner Arbeit eine Figur bei (Fig. 1 G), die ebenfalls darauf hinweist, dass die Endosporen im Innern der Chlamydosporen entstehen.

Fräulein Popta (9, p. 25—26) macht in ihrer Abhandlung bereits auf diesen Punkt aufmerksam. Sie sagt: «Er (Sappin-Trouffy) spricht nicht von einem Austreten des Sporangium, obwohl er de Bary's Arbeit anführt. Wenn es sich hier wirklich um *Protomyces macrosporus* handelt, so liegt hier ein Ausnahmefall vor, welchen ich in meinen Kulturen nicht beobachtet habe.»

Aus der Untersuchung Dangeard's (2, p. 273—274) erfahren wir nun folgendes: «L'échantillon que nous étudions ici est de notre collection; c'est le même qui a servi à Sappin-Trouffy» und weiter «le parasite se trouve sur une ombellifère aquatique l'*Helosciadium nodiflorum (= Apium nodiflorum (L) Rchb*[1]); les chlamydospores occupent le milieu du mésophylle;

[1]) Synonyme in der Klammer von mir beigefügt.

pour la plupart le contenu ne peut s'échapper au dehors, et la germination se fait sur place, ... Devons-nous constituer une espèce nouvelle caractérisée par ce mode de germination? Nous ne le pensons pas, et il est plus simple, croyons-nous, d'attribuer cette différence dans le mode de germination à la différence d'habitat; lorsque le parasite vit sur une ombellifère terrestre, les chlamydospores expulsent leur sporange au dehors; s'il s'agit, comme dans le cas présent, d'une ombellifère aquatique, la germination s'opère dans des conditions différentes, puisque la plante hospitalière est totalement immergée ou seulement en partie.

Si cependant on voulait établir une espèce nouvelle, nous proposerions le nom de *Protomyces inundatus*.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass es sich hier nicht um den auf *Aegopodium Podagraria* lebenden *Protomyces* handelt; ferner dass das Material, welches Dangeard untersucht hat, mit demjenigen identisch ist, das schon Sappin-Trouffy vorgelegen hatte, also offenbar nur konserviertes Material.

Durch die Feststellung, dass Sappin-Trouffy einerseits, de Bary und Fräulein Popta andererseits Pilzmaterial, das von verschiedenen Wirtspflanzen stammte, untersucht haben, lässt uns den abweichenden Befund bezüglich der Keimungsverhältnisse einigermassen begreiflich erscheinen.

Es schien nun wünschenswert, den Keimungsvorgang des *Apium*-Pilzes an lebendem Material Schritt für Schritt zu verfolgen, um Sicherheit zu erlangen, dass die von mir aufgestellte Systematik der *Protomycetaceen* zurecht besteht. Es waren nämlich die *Protomycetaceen*, deren Endosporen im austretenden Endosporium gebildet werden, der Gattung *Protomyces* zugewiesen worden, diejenigen, deren Endosporen dagegen im Innern der Chlamydosporen gebildet werden, der Gattung *Taphridium*. *Protomyces inundatus* war demnach den Angaben von Sappin-Trouffy und Dangeard zufolge der Gattung *Taphridium* einverleibt worden, wo dieser Pilz jetzt unter dem Namen *Taphridium inundatum* figuriert. (Vergl. v. Büren 1, pag. 71 u. 88.)

Im Verlaufe der vorliegenden Untersuchung stiess ich auf einige interessante Verhältnisse, welche mich veranlassen, im Folgenden eine etwas eingehendere Darstellung über die Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Protomyces inundatus* zu geben.

Dem Werdegang dieser Arbeit entsprechend, steht die Darstellung der biologischen Verhältnisse im Vordergrund, während die Entwicklungsgeschichte mehr eingeflochten ist. In der Zusammenfassung am Schluss der Arbeit soll dasjenige, was für die Systematik von Bedeutung ist, noch besonders hervorgehoben werden.

Das erste Material für meine Untersuchungen verdanke ich den gütigen Bemühungen von Herrn Hubert Sieben in Bonn a./Rh, dem es nach längerem Suchen gelungen ist, in einer feuchten Wiese in der Nähe von Pesch unweit München-Gladbach (Rheinland, Reg.-Bez. Düsseldorf) Apium nodiflorum aufzufinden, das reichlich mit *Protomyces inundatus* befallen war. Von Bengel a. d. Alf (linker Seitenzufluss der Mosel) sandte mir Herr Sieben gesunde *Apium*-Pflanzen, die mir als Versuchspflanzen für Infektionsversuche dienen sollten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn H. Sieben an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen für die viele Mühe, welche er aufgewendet hat, um mir das nötige Untersuchungsmaterial zu beschaffen.

Die *Apium*-Pflanzen, die ich Ende Oktober 1915 aus Bengel erhalten hatte und im Botanischen Garten in Bern kultivierte, erwiesen sich leider sehr bald als infiziert und waren somit für Infektionsversuche nicht zu gebrauchen; überdies gingen die meisten Pflanzen im Winter 1915/16 zugrunde. Eine weitere Sendung von *Apium*-Pflanzen, die wir noch im gleichen Herbst aus dem Botanischen Garten in München bezogen, war ebenfalls vom Pilz befallen. Unter diesen Umständen schien es ratsam, nur solche Versuchspflanzen zu benutzen, die aus Samen erzogen worden waren.

Wir bezogen zwei Portionen von *Apium*-Früchten. Die eine stammte aus dem Botanischen Garten in München, die andere aus dem Jardin botanique de la ville de Lyon (Parc de la Tête d'or). Beide Samen-Portionen waren einige Wochen nach Neujahr 1916 im Treibhaus getrennt ausgesät worden. Anfang März begannen die Früchte zu keimen. Zur selben Zeit wurden nun mit Sporenmaterial von *Protomyces inundatus*, das aus Pesch stammte und in der üblichen Weise in kleinen Tuchsäckchen im Freien überwintert worden war, Keimungsversuche angestellt, die aber ganz negativ ausfielen. Der protoplasmatische Inhalt

der Sporen war stark geschrumpft; in den zahlreichen Kulturen gelang es nicht, eine Keimung zu beobachten. Demnach waren also offenbar die Chlamydosporen des vorliegenden Pilzes keine Dauersporen, aber die Art und Weise seiner Ueberwinterung blieb vorläufig noch unabgeklärt.

Zunächst schienen meine Untersuchungen resultatlos verlaufen zu wollen.

Bei einer Durchsicht der oben erwähnten Aussaaten am 28. März 1916 entdeckte ich zu meinem grossen Erstaunen, dass die *Apium*-Keimlinge, die aus den Samen des Münchener Botanischen Gartens stammten, von *Protomyces inundatus* befallen waren. Die Keimlinge, die sich aus den Früchten von Lyon entwickelten, erwiesen sich dagegen als gesund; sie sind auch bis heute vollständig pilzfrei geblieben. Im ersten Fall schien eine Fremdinfektion so gut wie ausgeschlossen, da in der Umgebung von Bern *Apium nodiflorum* nicht vorkommt und somit auch nicht der in Frage stehende Parasit.

Damals konnten wir uns das Auftreten des Pilzes nicht erklären, beschlossen aber, die Sache weiter zu verfolgen.

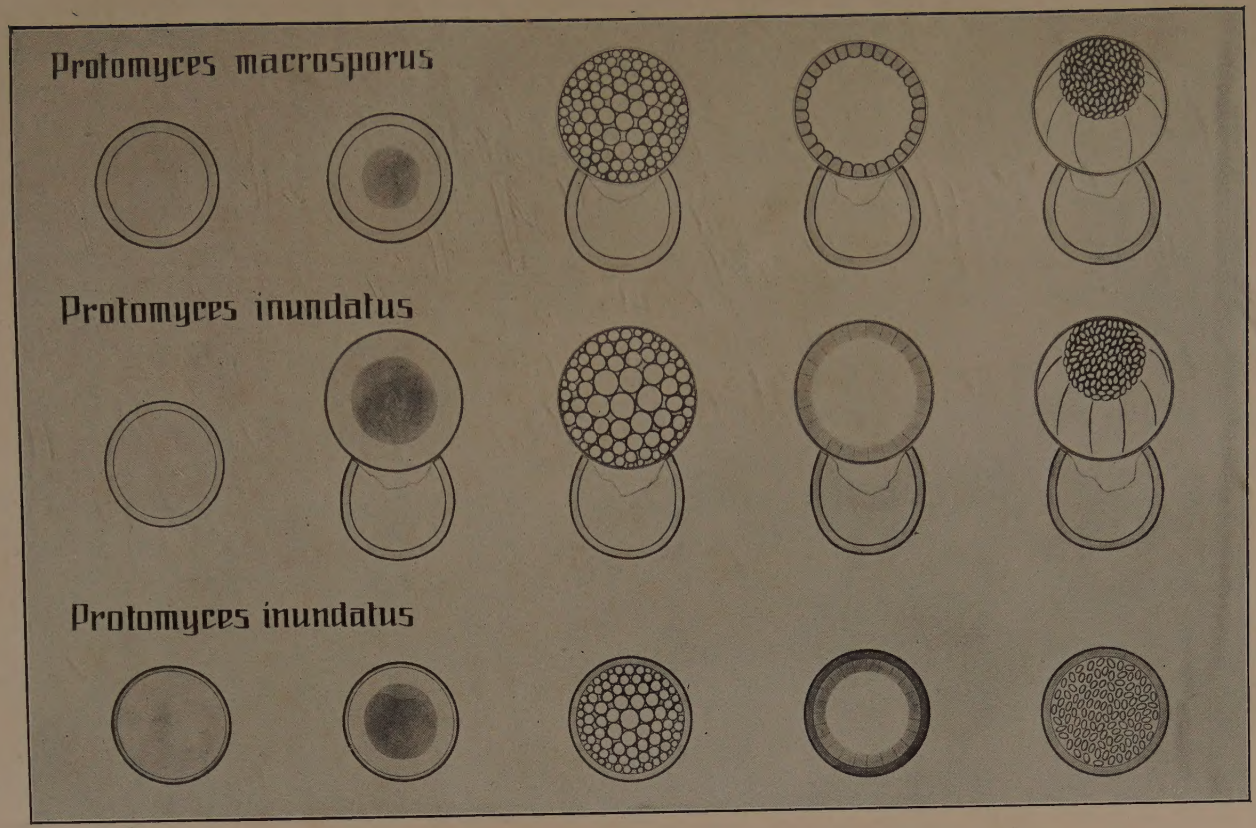
Ende April 1916 brachte ich die infizierten *Apium*-Pflänzchen in einen offenen Kasten im väterlichen Garten. Einige Töpfe stellte ich in ein Wassergefäss und zwar so, dass das Wasser bis zu ihrem oberen Rand reichte; die anderen Töpfe wurden einfach etwas in die Erde eingesenkt. In diesem Zeitpunkt waren die Pflanzen noch schwach infiziert, aber mit der fortschreitenden Jahreszeit nahm der Pilz in der Kultur mehr und mehr überhand.

Dieser Umstand setzte mich nunmehr in die glückliche Lage, an Hand von reichlichem Material den Keimungsvorgang zu studieren, sowie einige ergänzende Beobachtungen morphologischer und cytologischer Natur zu machen.

Ich lasse nun hier gleich die Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen folgen, um später dann das weitere Schicksal der infizierten *Apium*-Pflanzen zu verfolgen.

A. Befunde am lebenden Material.

Zunächst fand ich in den Pilzschwielen der oben erwähnten *Apium*-Pflänzchen nur solche Chlamydosporen, deren protoplas-



Schematische Darstellung des Keimungsvorganges der Chlamydosporen von *Protomyces macrosporus Unger* und *Protomyces inundatus Dangeard.*

matischer Inhalt eine gleichmässig körnige Beschaffenheit zeigte. Solche Sporen kultivierten wir nun in hängenden Tropfen und zwar mit dem Gewebe der Wirtspflanze, da die Sporen sich schwer unbeschädigt aus demselben isolieren lassen. Dies schien kein Nachteil, insofern als doch wenigstens den Chlamydosporen in den Randpartien des Gewebestückchens Raum zur Keimung geboten war, falls dieselbe durch das Austreten des Endosporiums stattfinden sollte.

Verfolgen wir nunmehr den Keimungsvorgang in einer unserer Kulturen kontinuierlich.

Schon 6—10 Stunden nach Einbringen der Sporen in den hängenden Tropfen sieht man, wie das Exo- und Mesosporium an einer Stelle auseinanderweicht. Durch die entstandene Oeffnung beginnt das Endosporium als eine kugelige Blase auszutreten, in welche auch der Inhalt der Chlamydospore übertritt. Nach kurzer Zeit beginnt sich das Plasma im Zentrum des Sporangiums zu verdichten, Tafel Fig. 1. Dann folgt der Vacuolisierungsprozess; zuerst ist das ganze Sporangium von einer Menge kleiner Vacuolen erfüllt, Tafel Fig. 2, die dann nach und nach besonders im Zentrum des Sporangiums zu grösseren verschmelzen, Tafel Fig. 3 u. 4. Auf diese Weise resultiert schliesslich ein protoplasmatischer Wandbelag, der nach innen von einer grossen zentralen Vacuole begrenzt ist, Tafel Fig. 5. Wir sehen also, dass der Vorgang der Plasmaumlagerungen sich bis zu diesem Stadium im Prinzip gleich abspielt wie bei *Protomyces macrosporus* und seinen verschiedenen biologischen Arten. (Vergleiche auch Popta 9, pag. 16—25 und v. Büren 1, pag. 4—7.) Vom Typus[1]) abweichend ist nur die Tatsache, dass bei diesem die Plasmaverdichtung noch im Innern der Chlamydospore stattfindet, während dies bei *Protomyces innudatus* erst im ausgetretenen Endosporium erfolgt. (Vergleiche beiliegendes Entwicklungsschema). Der protoplasmatische Wandbelag ist von körniger Struktur und zuweilen kann darin eine, allerdings undeutliche, radiale Streifung wahrgenommen werden, Tafel Fig. 5. Auf jeden Fall tritt uns hier nicht die deutliche Kammerung entgegen wie

[1]) Wenn im Folgenden der Kürze halber dieser Ausdruck gebraucht wird, so ist darunter immer *Protomyces macrosporus Ung.* auf *Aegopodium* zu verstehen.

bei *Protomyces macrosporus.* Weiterhin treten im protoplasmatischen Wandbelag kleine Vacuolen auf und die Begrenzung gegen die zentrale Vacuole hin wird unscharf. Aus dem Plasma, das zwischen den kleinen Vacuolen liegt, werden die Endosporen herausdifferenziert. Wie sich dieser Vorgang im einzelnen abspielt, konnte leider am lebenden Material trotz sorgfältiger und wiederholter Beobachtungen nicht mit der wünschbaren Schärfe ermittelt werden. Ob hier in diesem Stadium gegenüber dem Typus ein prinzipieller Unterschied vorhanden ist, wird nur an Hand von fixiertem und gefärbtem Material zu entscheiden sein. Wir werden weiter unten auf diesen Punkt zurückzukommen haben.

Der Vacuolensaft, der bis jetzt auf die grosse zentrale Vacuole beschränkt war, verteilt sich offenbar nunmehr auf die kleinen, zwischen den Sporen liegenden Vacuolen, die sich ihrerseits vergrössern und teilweise miteinander verschmelzen, so dass das Ganze einer Gitterkugel ähnlich sieht, Tafel Fig. 8. Der Vacuolensaft tritt dann nach kurzer Zeit aus der Sporenmasse aus und sammelt sich zwischen dieser und der Sporangiumwand an. Auf diese Weise werden die Sporen am Scheitel des Sporangiums zu einem kugeligen Ball zusammengedrängt. Tafel Fig. 9. Zwischen Sporenball und Sporangiumwand sieht man bogig verlaufende Plasmaplatten. An der Sporangiumwand ist hier besonders schön ein feiner Plasmastreifen zu beobachten, der sich offenbar bei der Sporenbildung nicht beteiligt. Hat endlich der Turgor die genügende Spannkraft erreicht, was oft einige Stunden dauert, so platzt das Sporangium, und die Sporen werden mit ziemlicher Gewalt nach aussen geschleudert.

Der Keimungsvorgang dauert, vom Austreten des Endosporiums an gerechnet, bis zum Auswerfen der Endosporen, ca. 10—15 Stunden.

Unmittelbar nachdem die Endosporen aus dem Sporangium ausgeworfen worden sind, kopulieren sie paarweise miteinander, Tafel Fig. 10b. Es wurde versucht, die Endosporen in Nährlösungen zur Bildung von Sprosskolonien zu veranlassen, jedoch ohne Erfolg. Daraus darf aber nicht etwa der Schluss gezogen werden, dass diese Gebilde überhaupt nicht befähigt sind, in Nährlösungen zu sprossen. Wir begnügen uns hier nur mit der

Feststellung, dass die Endosporen von *Protomyces inundatus* in den Nährlösungen (Pflaumendekokt und Bierwürze), die wir für *Protomyces macrosporus* angewendet haben, keine Sprosskolonien bilden. Um diese Frage zu entscheiden, sollten die Kulturversuche bedeutend vermehrt werden, insbesondere müsste man die Konzentration der Nährlösungen innerhalb viel weiterer Grenzen variieren, als wir es getan haben.

Es bleibt mir jetzt noch übrig, einige Unterschiede hervorzuheben, welche sich in Bezug auf den Entwicklungsgang von *Protomyces macrosporus* ergeben.

Die Chlamydosporen von *Protomyces inundatus* sind schon kurz nach ihrer Entstehung keimfähig, während die Chlamydosporen des Typus erst nach vollzogener Ueberwinterung zum Keimen gebracht werden können.

Die Keimung der Chlamydosporen von *Protomyces inundatus* erfolgt bereits einige Stunden, nachdem sie in den hängenden Tropfen gebracht worden sind, und zwar sowohl zur Tages- als auch zur Nachtzeit. Die Chlamydosporen des Typus pflegen dagegen erst 3—4 Tage nach Einbringen in den hängenden Tropfen zu keimen und dann fast ausschliesslich in den Nachtstunden.

Der Durchmesser der Sporen ist bei beiden Spezies ungefähr gleich, er liegt um 60 μ herum.

Die Dicke der Sporenmembran bei *Protomyces inundatus* beträgt 3 μ und ist somit etwas dünner als diejenige des Typus, die 4,5 μ misst. Der Durchmesser des Sporangiums von *Protomyces inundatus* schwankt zwischen 80 und 110 μ. Das Sporangium von *Protomyces macrosporus* hat einen Durchmesser, der bei 50 μ liegt, um nur ausnahmsweise ein Maximum von 90 μ zu erreichen.

Infolge der sehr verschiedenartigen Grösse ist es leider nicht möglich, die obigen Masse schärfer abzugrenzen; aus diesem Grund scheint auch eine variationsstatistische Bearbeitung der Messungen von vornherein ganz aussichtslos.

Neben dem oben beschriebenen Keimungsvorgang habe ich nun auch den von Sappin-Trouffy und Dangeard beschriebenen Keimungsmodus beobachtet, wo also die Plasmaumlagerungen, die zur Endosporenbildung führen, sich im Innern der

Chlamydospore vollziehen. Dieser letztere Keimungsmodus spielt sich besonders bei denjenigen Chlamydosporen ab, die in den tieferen Gewebeschichten der Wirtspflanze liegen, während diejenigen, die an der Oberfläche der Schwielen liegen, durch Austreten des Endosporiums zur Keimung gelangen können, wie ich durch direkte Beobachtungen feststellen konnte.

Wir stellen also fest, dass die Endosporenbildung bei *Protomyces inundatus* sich sowohl im Innern der Chlamydospore, als auch im austretenden Endosporium vollziehen kann.

Bevor wir zur Besprechung der Resultate übergehen, die wir am fixierten und gefärbten Material gewonnen haben, seien noch einige ergänzende Bemerkungen bezüglich der Morphologie des vorliegenden Pilzes gemacht.

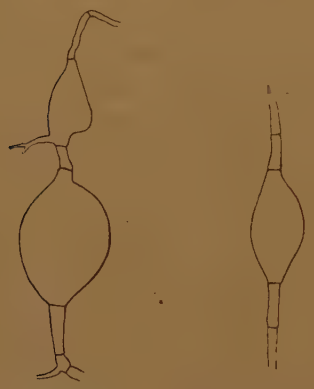


Fig. 1. Intercalar entstandene Chlamydosporen von *Protomyces inundatus*. Nach einem Präparat, das mit Chlorzinkjod behandelt worden ist. Vergr. ca. 250.

Dieser befällt besonders die Blätter der *Apium*-Pflanzen, wo er stecknadelkopfgrosse, flache Schwielen bildet. Anfänglich sind diese weisslich, später gelb und schliesslich werden sie braun. Ferner haben wir auch beobachtet, dass der Pilz auf die Blattstiele und Stengelorgane des Wirtes übergehen kann und dort Schwielen erzeugt, wie wir sie bei *Protomyces macrosporus* anzutreffen gewohnt sind.

Das Myzel und die Chlamydosporen sind immer streng auf das Grundgewebe des Wirtes lokalisiert, ohne jemals in die Gefässbündel einzudringen, eine Feststellung, die übrigens schon von Dangeard gemacht worden ist.

Ueber die Art und Weise der Entstehung der Chlamydosporen konnte man nach den Dangeard'schen Angaben etwas im Zweifel sein. Er sagt (2, pag. 269—270): «Les renflements qui vont donner naissance aux sporanges enkystées sont le plus

souvent intercalaires» etc. Es ist mir gelungen, mit Sicherheit nachzuweisen, dass die Chlamydosporen immer nur intercalar in den Mycelsträngen entstehen. Textfig. 1.

Um diese Verhältnisse genau zu studieren, ist es notwendig, ganz junge Infektionsstellen zu untersuchen. Es ist vorteilhaft, die betreffenden Schnitte mit Chlorzinkjod zu behandeln, da dieses Reagens die Eigenschaft besitzt, Mycel und Chlamydosporen intensiv violett zu färben, während das Wirtsgewebe farblos bleibt.

Die natürliche Farbe der Chlamydosporen ist hellbraun-gelb, sie wurde mit der Nummer 172 des Code des Couleurs von Klincksieck und Valette (8) übereinstimmend gefunden (eher etwas heller).

B. Befunde am fixierten und gefärbten Material.

Als geeignete Fixierungsflüssigkeiten für das vorliegende Objekt erwiesen sich nach vielen vergeblichen Versuchen Chrom-Essigsäure-Formalin im Verhältnis 5 : 2 : 1 und Chromsäure. Für die Fixierung der keimenden Chlamydosporen wurde das Verfahren angewendet, welches ich (1, pag. 12—13) schon in einer früheren Publikation eingehend beschrieben habe. Zur Färbung benutzten wir ausschliesslich Haematoxylin nach Heidenhain. Die Dicke der ausgeführten Schnittserien variiert zwischen 5 und 7,5 μ.

Es ist nicht meine Absicht, hier nochmals die cytologischen Verhältnisse der Chlamydosporen, welche die Endosporen in ihrem Innern bilden, einlässlich darzustellen, da es nur eine Wiederholung der Dangeard'schen Angaben sein würde, die ich im allgemeinen bestätigen kann. Ich werde mich auf die cytologischen Beobachtungen beschränken, die ich an den keimenden Chlamydosporen gemacht habe.

In der jungen Chlamydospore, deren Membran noch dünn ist, finden wir einen protoplasmatischen Inhalt von feinnetziger Struktur mit Kernen, die mitunter eine paarige Annäherung erkennen lassen, Präparat No. 2, Reihe 2, Schnitt 10. Dann zieht sich das Plasma samt den Kernen etwas von der Chlamydosporenwand zurück, Präparat No. 3r, R. 4, S. 2. Weiterhin vergrössert sich die Spore, und die sie umgebende Membran er-

langt ihre definitive Dicke. Inzwischen haben sich die Kerne vermehrt, und das Plasma ist wieder gleichmässig im Sporenraum verteilt. Eine so ausgiebige Ansammlung von Reservesubstanzen in der Chlamydospore, wie sie von Dangeard als réserves de substances oléagineuses erwähnt und auch abgebildet wird (Fig. 5 und 6, Tafel XVII), haben wir weder am lebenden noch am fixierten Material beobachten können. Dagegen habe ich einige Male am lebenden Objekt, das sei hier ergänzend nachgetragen, im Protoplasma der Chlamydosporen Kugeln von Reservesubstanz, deren Natur allerdings nicht näher untersucht wurde, die aber mit den von Dangeard beschriebenen Gebilden doch identisch sein dürften. Diese Kugeln sah ich in der Regel nur einzeln auftreten, selten zu zwei oder drei. Eigentümlich ist, dass sie sich nicht auflösen, sondern während den Plasmaumlagerungen persistieren, ohne aber dieselben in irgend einer Weise zu stören.

Nachdem das Endosporium aus der Chlamydospore ausgetreten ist, behält das Plasma vorerst noch seine feinnetzige Struktur bei. Dann beginnen im Zentrum des Sporangiums Vacuolen aufzutreten, die zu einer grossen zentralen Vacuole verschmelzen; dadurch erhält das Plasma samt den Kernen eine wandständige Lagerung. Alle diese Stadien stimmen im grossen Ganzen mit den Dangeard'schen Figuren überein; auch lassen sie sich ohne weiteres mit den Beobachtungen am lebenden Material in Einklang bringen. Weiterhin vermehren sich nun die Kerne im wandständigen Plasmabelag, und zwar sind sie nach meinen Beobachtungen in einer Lage längs der Sporangiumwand angeordnet, nur kleine Lücken zwischen sich frei lassend. Präparat No. 5, R. 1, S. 7 u. 8, Tafel Fig. 6. Es muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass hier nicht etwa eine Verwechslung mit den von Dangeard in Fig. 2 und 3 auf Tafel XVIII dargestellten Stadien vorliegt. Das Stadium, in welchem die Kerne längs der Sporangiumwand in einer Lage angeordnet sind, entspricht der Fig. 4 Tafel XVIII, in welcher Dangeard die Kerne mehr oder weniger zerstreut im Wandbelag darstellt. Nach seiner Auffassung würde sich dann in der Folge der protoplasmatische Wandbelag in so viele Portionen aufteilen, als Kerne vorhanden sind, und diese wären dann die Endosporen. Die Präparate, welche wir studiert

haben, veranlassen uns über den Vorgang der Endosporenbildung eine etwas andere Darstellung zu geben. Da, wo wir nämlich Gelegenheit hatten, den Wandbelag des Sporangiums in der Flächenansicht zu betrachten, haben wir beobachten können, dass sich die Kerne samt der sie umgebenden, allerdings sehr kleinen Plasmamasse in 4 teilen, und dass aus diesen Teilungsprodukten weiterhin die Endosporen hervorgehen. Präparat No. 7, R. 3, S. 5, Tafel Fig. 7. Wir stehen deshalb nicht an, die Kerne im Wandbelag des Sporangiums als die Kerne der Sporenmutterzellen anzusprechen; dass bei ihrer Teilung wohl auch die Reduktionsteilung vollzogen wird, darf als wahrscheinlich angenommen werden.

Es besteht also demnach bei *Protomyces inundatus* bezüglich der Endosporenbildung kein prinzipieller Unterschied gegenüber den andern Spezies der Gattung *Protomyces*. Dem Umstand, dass die einzelnen Plasmaportionen (Sporenmutterzellen) am lebenden Material hier nur sehr undeutlich wahrgenommen werden können, ist natürlich keine grundsätzliche Bedeutung beizumessen.

Ueber die Kernverhältnisse der Endosporen sind wir leider noch sehr im Unklaren. Solange die Sporen noch im Innern des Sporangiums liegen, sind sie einkernig. Nachdem sie aber aus dem Sporangium ausgeworfen worden sind, treten uns in ihrem Inhalt mehrere stark färbbare Gebilde entgegen, von denen wir nicht mehr in der Lage sind, zu unterscheiden, welches metachromatische Körper sind und welches der Kern ist. Prof. Guilliermond glaubt, nach den Figuren von *Protomyces*-Endosporen zu urteilen, die ich einer früheren Publikation beigegeben habe, dass es sich um metachromatische Körper handelt. Dieser Forscher hatte auch die Güte, mir einige Färbungsverfahren mitzuteilen, mit denen möglicherweise eine Differenzierung von Kern und metachromatischen Körpern zu erzielen wäre. Leider ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, befriedigende Präparate herzustellen.

Ein Uebertritt dieser Körper durch die Querbrücke konnte weder am lebenden noch am fixierten Objekt beobachtet werden. Dangeard bildet in Fig. 7, Tafel XVIII eine keimende Endospore ab. Nun vermögen aber nach unseren Erfahrungen *Proto-*

myces-Endosporen nur auf einer ihnen zusagenden Wirtspflanze zu keimen, wodurch eben *Protomyces* als ein strenger Parasit gekennzeichnet ist. Die Dangeard'sche Figur erklärt sich m. E. durch den Umstand, dass mitunter die Endosporen nicht seitlich kopulieren, sondern mit ihren Polen. Auf diese Weise kommt dann ein fast schlauchartiges Gebilde zustande, das eine Keimung vortäuschen könnte. Fig. 10c Tafel.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch erwähnt, dass die Mycelzellen mehrkernig sind, Präparat No. 1, R. 3, S. 5, was ja bereits schon bekannt war. Auch habe ich in einem Mikrotompräparat No. 1, R. 3, S. 5 u. 6 die feinen Mycelverzweigungen gesehen, die sich haftscheibenartig an die Zellwände der Wirtspflanze anlegen. Diese Ausbildung des Mycels ist schon von Sappin-Trouffy (10) beschrieben und abgebildet worden Fig. I. J. u. D. und scheint für *Protomyces inundatus* spezifisch zu sein, wenigstens habe ich sie bei *Protomyces macrosporus* und *pachydermus* niemals beobachtet.

Verfolgen wir nunmehr das Schicksal der *Apium*-Pflanzen in meiner oben erwähnten Kultur weiter.

Bis Mitte Juli 1916 hatten sich die Pflanzen sekr kräftig entwickelt, namentlich diejenigen, welche in ein Wassergefäss gestellt worden waren, blühten sehr reichlich. Der Pilz hatte sich ganz enorm ausgebreitet, was uns ja verständlich wird, da wir jetzt wissen, dass die Chlamydosporen bald nach ihrer Entstehung zur Endosporenbildung schreiten können, und dass diese wiederum sofort die *Apium*-Pflanzen zu infizieren vermögen, wie auch experimentell festgestellt werden konnte.

Die Sprossaxen und Vegetationspunkte wurden nun einer genauen Prüfung unterworfen, um in Erfahrung zu bringen, ob das scheinbar unvermittelte Auftreten des Pilzes nicht auf ein perennierendes Mycel zurückzuführen sei. Bei Anwendung von Chlorzinkjod war die Möglichkeit gegeben, die geringsten Spuren von Mycel im Gewebe der Wirtspflanze nachzuweisen. Die Untersuchung lehrte aber bald, dass hier ein perennierendes Mycel nicht in Frage kommen konnte. Die Infektionsstellen sind streng lokalisiert und nirgends waren ausgedehnte Mycelstränge zu finden.

Bei einer erneuten und genauen Durchsicht der Versuchspflanzen am 19. Juli 1916 fand ich kleine Pilzschwielen an den

Doldenstrahlen und Döldchenstrahlen, ferner auch an den Fruchtknoten. Eine Untersuchung der infizierten Blüten an Handschnitten, die mit Chlorzinkjod behandelt wurden, ergab zunächst, dass Herde von Sporen in der Fruchtknotenwand und im Griffelpolster vorhanden sind. Textfig. 2.

Auch hier schien das Mycel keine besondere Ausbreitung zu haben.

Um die Ausbreitung des Pilzes in den Fruchtknoten möglichst sorgfältig untersuchen zu können, fixierte ich eine grosse Anzahl von infizierten Blüten mit Chromessigsäure und zerlegte dieselben nach erfolgter Einbettung in Paraffin, in 7,5 μ dicke Schnittserien. An diesen, ebenfalls mit Chlorzinkjod behandelten Präparaten konnte festgestellt werden, dass der Pilz sich auch im Griffel und in den Kronblättern ausbreiten kann. Textfig. 3. Dagegen konnte in keinem der zahlreichen untersuchten Fruchtknoten Mycel oder Sporen in den Samenanlagen beobachtet werden, obschon sich mitunter ganze Sporennester um die Fruchtknotenhöhle drängen. Textfig. 4. Im allgemeinen verläuft die Entwicklung der Samenanlagen in den pilzbefallenen Fruchtknoten normal. Eine allzu starke Ausbreitung des Parasiten im Fruchtknotengewebe kann allerdings eine Verkümmerung der Samenanlagen zur Folge haben; solche Früchte bleiben klein und pflegen dann frühzeitig abzufallen.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen Fruchtknoten von *Apium nodiflorum*. Die rotschraffierten Partien bezeichnen die Lage der Sporennester. Vergr. ca. 15.

Bezüglich der Endosporenbildung zeigen die Chlamydosporen im Fruchtknotengewebe gegenüber denjenigen in den Stengeln und Blättern der Wirtspflanze ein abweichendes Verhalten. Bei ersteren konnte nämlich die Bildung von Endosporen im Innern nicht beobachtet werden. Bringt man aber solche Chlamydo-

sporen in einen hängenden Tropfen, so erfolgt die Keimung sofort durch Austreten des Endosporiums.

Nachdem ich diese Feststellungen gemacht hatte, tauchte mir die Vermutung auf, dass möglicherweise die Chlamydosporen im Fruchtknotengewebe eine gewisse Rolle bei der Uebertragung des *Apium*-Pilzes spielen könnte. Diese Vermutung

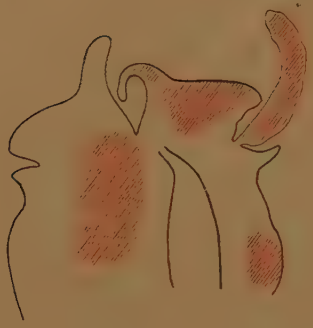


Fig. 3. Längsschnitt durch den obern Teil eines Fruchtknotens von *Apium nodiflorum*. Die rotschraffierten Partien bezeichnen die Lage der Sporennester. Nach einem Mikrotompräparat. (Präparat No. 4r, R. 2, S. 3.) Vergr. ca. 20.

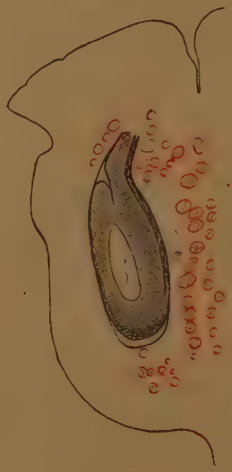


Fig. 4. Längsschnitt durch einen infizierten Fruchtknoten von *Apium nodiflorum*. Die Samenanlage ist normal ausgebildet. In einem andern Schnitt aus der gleichen Serie waren Eikern und Antipoden im Embryosack zu sehen. (Präparat No. 3r, R. 4, S. 1.) Vergr. ca. 30.

verstärkte sich, als ich mir die Tatsache vergegenwärtigte, dass die *Apium*-Pflanzen, die wir im Herbst 1915 aus dem Münchener Botanischen Garten erhalten hatten, mit *Protomyces* befallen gewesen waren, und dass ferner die Früchte, aus denen im Frühjahr 1916 die kranken Keimlinge hervorgingen, vom gleichen Garten stammten. Die Wahrscheinlichkeit war somit sehr gross,

dass einige dieser Früchte mit kleinen Pilzschwielen behaftet gewesen waren, die wir übersehen hatten, um so mehr als damals überhaupt nicht mit der Möglichkeit einer Sameninfektion gerechnet worden war.

Die nächste Aufgabe war nun die, den experimentellen Beweis für die Richtigkeit der oben dargelegten Annahme beizubringen.

Apium-Früchte aus meiner Kultur und aus Pesch wurden einzeln einer sorgfältigen Durchsicht unterworfen, was uns erlaubte, die infizierten von den gesunden zu trennen. Mit Hilfe einer guten Lupe kann man die Pilzschwielen auf den befallenen Früchten deutlich sehen. Das so gesichtete Saatgut gelangte in kleinen Papierdüten zur Aufbewahrung.

Chlamydosporen aus solchermassen aufbewahrten Früchten brachten wir am 11. Januar 1917 in einen hängenden Tropfen; bis zum folgenden Tag hatten die meisten Sporen durch Austreten des Endosporiums gekeimt. Ferner stellten wir auch Keimungsversuche an mit Chlamyodosporen, die aus Früchten stammten, die wir erst Anfang März 1917 im Freien auf dem Erdboden sammelten an der Stelle, wo im Vorjahr die *Apium*-Pflanzen gestanden hatten. Diese unter natürlichen Verhältnissen überwinterten Chlamydosporen erwiesen sich ebenfalls als keimfähig. Weitere Keimungsversuche, die bis Mitte April regelmässig ausgeführt wurden, hatten durchweg ein positives Ergebnis. Dagegen gelang es nicht, Chlamydosporen aus Stengeln und Blättern zum Keimen zu bringen, ihr Inhalt war nach erfolgter Ueberwinterung geschrumpft. Daraus geht also hervor, dass die Chlamydosporen des Apium-Pilzes in den Früchten als Dauersporen funktionieren können. Es sind aber nur fakultative Dauersporen, indem sie nicht unbedingt einer Winterruhe bedürfen, um ihre Keimfähigkeit zu erlangen, wie es beispielsweise bei *Protomyces macrosporus* der Fall ist.

Um im einzelnen nachzuweisen, wie die Uebertragung des Pilzes durch die infizierten Früchte zustande kommt, wurden folgende Versuche ausgeführt:

Versuchsreihe I.

Eingeleitet am 20. Februar 1917:

In Topf 1 wurden Früchte von *Apium nodiflorum* ausgesäet, die aus Bukarest bezogen worden waren. Dieselben erwiesen sich bei einer genauen Kontrolle mit der Lupe als gesund. Vorsichtshalber wurden sie vor der Aussaat mit ½% Formaldehydlösung gebeizt. Dieses Verfahren beeinträchtigt die Keimung der Früchte nicht, dagegen werden Chlamydosporen durch die Formaldehydlösung sehr rasch abgetötet, wovon ich mich durch Versuche überzeugt habe.

In Topf 2 gelangten *Apium*-Früchte zur Aussaat, deren Fruchtwände infiziert waren. Bezogen aus Pesch (Herbst 1916).

Das Resultat dieser Versuchsreihe ist folgendes:

8. März In Topf 1 die ersten Keimlinge.

12. März In Topf 2 die ersten Keimlinge.

2. April In Topf 2 werden an mehreren Cotyledonen kleine gelbe Schwielen gefunden. Eine mikroskopische Prüfung gestattet festzustellen, dass sie *Protomyces*-Sporen enthalten. In Topf 1 sind die Cotyledonen gesund.

4. April In Topf 2 werden am ersten Blatt eines Keimlings kleine Pilzschwielen sichtbar.

10. April In Topf 2 sind nun schon mehrere Blattstiele und Blattspreiten mit Schwielen behaftet.

15. Mai In Topf 2 hat sich nunmehr der Pilz sehr stark ausgebreitet, während die Pflänzchen in Topf 1 gesund blieben.

Schon aus dieser ersten Versuchsreihe geht klar hervor, dass der Pilz durch infizierte Früchte auf die *Apium*-Keimlinge übertragen werden kann. Dies geschieht nun nach meinen Beobachtungen im einzelnen folgendermassen: Durch die Bodenfeuchtigkeit werden die Fruchtwände aufgeweicht, so dass die darin befindlichen Chlamydosporen mit Leichtigkeit durch Austreten des Endosporiums zu keimen vermögen. Da die Endosporen mit ziemlicher Gewalt aus dem Sporangium ausgeworfen werden, so gelangen sie relativ leicht an das hypocotyle Stengelglied und die Cotyledonen. Die Uebertragung der Endosporen auf den Keimling scheint auch in manchen Fällen wesentlich gefördert, indem mitunter der obere Teil der Cotyledonen längere Zeit in der Frucht stecken bleibt, und diese dann so mit in die Höhe gehoben wird. Textfigur 5.

Ferner ist natürlich auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass Keimlinge, die aus einer gesunden Frucht hervorgegangen sind, durch pilzbefallene Früchte infiziert werden, die in ihrer unmittelbaren Nähe liegen. Waren einmal die Cotyledonen inficiert, so konnte jeweilen Schritt für Schritt verfolgt werden, wie zunächst der Pilz auf den Blattstiel des ersten Blattes überging, um von da auf die Blattspreite zu gelangen u. s. w. In jungen Pflänzchen, deren Gewebe noch sehr weich sind, findet die Endosporenbildung noch vorwiegend im ausgetretenen Sporangium statt, wo sie ausgeschleudert werden und eben auf diese Weise die benachbarten Pflanzenteile infizieren können. Im allgemeinen setzt die Bildung der Endosporen im Innern der Chlamydosporen erst in älteren Wirtspflanzen ein.

Fig. 5. *Apium*-Keimling, dessen Cotyledonen z. T. in der Frucht steckengeblieben sind. Auf diese Weise wurde die Frucht mit emporgehoben. Vergr. ca. 2½.

Versuchsreihe II.

Eingeleitet am 8. März 1917.

In Topf 1 gelangen gesunde *Apium*-Früchte zur Aussaat. Diese waren aus dem Parc de la Tête-d'or in Lyon bezogen worden. Vor der Aussaat mit ½% Formaldehydlösung gebeizt.

In Topf 2 Aussaat einer Mischung von infizierten und gesunden *Apium*-Früchten.

Die infizierten Früchte stammten aus Pesch, die normalen aus Lyon.

Sowohl die Töpfe, als auch die Erde, die in dieser Versuchsreihe Verwendung fanden, wurden im Dampftopf sterilisiert.

Das Resultat dieser Versuchsreihe ist folgendes:

19. März In beiden Töpfen beginnen die Früchte zu keimen.

30. März In Topf 2 an einem Cotyledo eine Pilz-Schwiele.

16. April In Topf 2 Infektion auf einer Blattspreite.
In Topf 1 bleiben die Pflänzchen gesund.

30. April In Topf 2 finden wir weitere Infektionsstellen.
In Topf 1 bleiben die Pflanzen gesund und zwar bis Ende Juni, zu welcher Zeit der Versuch abgebrochen wurde.

Die Ursache, warum in dieser Versuchsreihe aus dem kranken Saatgut relativ nur wenig infizierte *Apium*-Pflänzchen hervorgegangen sind, liegt wohl darin, dass sich die Keimlinge sehr rasch entwickelt hatten, und so gleichsam dem Pilz entwuchsen. In *Apium*-Kulturen, die sich langsam entwickelten, war stets eine reichlichere Ausbreitung des Parasiten zu beobachten.

Um endlich auch das Verhalten infizierter *Apium*-Früchte, die im Freien überwintert hatten, experimentell zu prüfen, wurde folgende Versuchsreihe ausgeführt:

Versuchsreihe III.

Eingeleitet am 11. April 1917.

In Topf 1 Aussaat von normalen *Apium*-Früchten (Lyon). Mit Formaldehydlösung gebeizt.

In Topf 2 gelangten infizierte Früchte zur Aussaat, die im Freien überwintert hatten und erst Mitte März in meinen Kulturen gesammelt worden waren.

In Topf 3 Aussaat von *Apium*-Früchten. Im Zimmer überwintert. Aus Pesch erhalten im Herbst 1916.

Die Töpfe und die Erde wurden vor dem Versuch im Dampftopf sterilisiert.

Das Resultat dieser Versuchsreihe war folgendes:

24. April In Topf 2 die ersten Keimlinge.

30. April In Topf 1 und 3 die ersten Keimlinge.

8. Mai In Topf 2 finde ich 3 Cotyledonen mit Pilz-Schwielen; eine mikroskopische Prüfung ergibt, dass diese *Protomyces* Sporen enthalten.

11. Mai In Topf 3 an 2 *Apium*-Keimlingen je ein Cotyledo infiziert.

19. Mai In Topf 2 ist der Pilz auf 2 Blattspreiten übergegangen.
In Topf 1 bleiben die Pflänzchen gesund.

23. Mai In Topf 3 sind nun mehrere Blätter vom Pilz befallen.
29. Mai In Topf 2 hat sich der Pilz stark ausgebreitet.
17. Juli In Topf 2 und 3 hat sich der Pilz weiter ausgebreitet.
In Topf 1 bleiben die Pflanzen gesund.
Der Versuch wird abgebrochen.

Alle 3 Versuchsreihen haben übereinstimmend ergeben, dass aus infizierten Früchten pilzbefallene *Apium*-Pflanzen hervorgehen, während sich aus normalen Früchten gesunde Pflanzen entwickeln.

Im Anschluss an diese Versuche sollen hier gleich noch einige Beobachtungen mitgeteilt werden, die ich vom Frühjahr bis zum Herbst 1917 in meiner *Apium*-Kultur gemacht habe.

Der Kasten, in welchem sich die Pflanzen befinden, war bei Eintritt des Frostes im Herbst 1916 mit einer Laubdecke versehen worden. Als diese am 20. April 1917 entfernt wurde, war von den Pflanzen kaum mehr etwas zu finden, abgesehen von einigen kümmerlichen Trieben, die sich in der Folge auch nicht mehr zu erholen vermochten. Am 7. Mai beobachtete ich eine Menge kleiner *Apium*-Keimlinge, die von den Früchten stammten, welche sich im Herbst 1916 an Ort und Stelle versäet hatten. In diesem Zeitpunkt war vom Pilz noch gar nichts zu bemerken. Erst am 24. Mai fand ich an drei Keimpflänzchen Pilz-Schwielen an den Cotyledonen. Vom 26. Mai an beginnt der Pilz auf die Blattspreiten überzugreifen. Bis Mitte Juni, als sich die *Apium*-Pflanzen sehr kräftig entwickelt hatten und bereits zu blühen begannen, hatte sich der Pilz stark ausgebreitet. Am 11. Juli endlich waren die ersten infizierten Fruchtknoten zu finden.

Ich glaube, dass wir auf Grund der hier mitgeteilten Versuche und Beobachtungen annehmen dürfen, dass im allgemeinen der *Apium*-Pilz durch die Chlamydosporen, die in den Fruchtwänden zur Ausbildung kommen, von einer Vegetationsperiode in die andere übertragen wird.

Es soll aber hier nicht unterlassen werden, noch auf eine andere Möglichkeit der Uebertragung hinzuweisen, zu deren Gunsten wir in der Lage sind, eine Beobachtung anzuführen. Vergegenwärtigt man sich, dass viele Sumpf- und Wasserpflanzen mitunter gar keine vollständige Vegetationsruhe durchmachen,

so scheint es nicht ausgeschlossen, dass die Chlamydosporen in den Stengeln und Blättern auch erhalten bleiben. Die Endosporen werden aber durch die niedrige Temperatur am Keimen verhindert. Tritt dann im Laufe des Winters oder im Frühjahr milde Witterung ein, so kann die Keimung erfolgen, und es werden dann meistens auch *Apium*-Blätter vorhanden sein, die zur Infektion geeignet sind. So haben wir z. B. am 16. März in unseren *Apium*-Kulturen einige Blätter gefunden, von denen eines eine Pilz-Schwiele hatte; eine mikroskopische Prüfung ergab, dass die Chlamydosporen eben erst zu entstehen begannen. Diese Blätter gingen zwar später alle zu grunde. Trotzdem glaube ich aber an die Möglichkeit einer solchen Ueberwinterung; um so mehr als die Wirtspflanze im allgemeinen mildere Gegenden bevorzugt. Bei Pesch im Rheinland, wo *Apium nodiflorum* häufig vorkommt, soll nach einer Mitteilung von Herrn Sieben diese Pflanze den ganzen Winter hindurch neue Blätter bilden.

Bei dieser Art der Ueberwinterung würden ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie von Prof. Ed. Fischer (3, p. 79 bis 80), Hecke (4) und Klebahn (6, p. 23—24 u. 7, p. 273) für *Puccinia Malvacearum Mont* beschrieben worden sind.

Eine Ueberwinterung des Pilzes vermittelst der Chlamydosporen in abgestorbenen Pflanzenteilen (Blätter und Stengel) der Wirtspflanze, halte ich nach meinen Beobachtungen für sehr unwahrscheinlich, da sehr zahlreiche Keimungsversuche mit solchem Sporenmaterial immer negativen Erfolg hatten, abgesehen von einigen Sporen, die ich einmal in einer solchen Kultur habe keimen sehen. Auf alle Fälle spielt diese Uebertragungsmöglichkeit, wenn sie vielleicht ausnahmsweise einmal vorkommt, eine ganz untergeordnete Rolle.

Einige Infektionsversuche, die wir mit *Protomyces inundatus* ausführten, haben ergeben, dass dieser Pilz nicht auf *Apium graveolens* L. und *Sium erectum Huds* überzugehen vermag. Ferner gelang es nicht, *Apium nodiflorum (L.) Rchb* mit *Protomyces macrosporus f. Aegopodii* zu infizieren.

Heben wir nunmehr noch einmal zusammenfassend die wesentlichen Unterschiede hervor, die sich bei der Vergleichung von *Protomyces inundatus Dangeard* und *Protomyces macrosporus Unger* ergeben.

1. Morphologisch - entwicklungsgeschichtliche Unterschiede.

Die Sporenmembran ist dünner (3 μ) als bei *Protomyces macrosporus* (4,5 μ). Die Plasmaumlagerungen, die zur Endosporenbildung führen, können sich sowohl im Innern der Chlamydospore, als auch in dem als kugelige Blase austretenden Endosporium vollziehen. (Der erstere Fall trifft insbesondere für die Chlamydosporen in den Stengeln und Blättern der *Apium*-Pflanze zu.) In einen hängenden Tropfen gebracht, erfolgt die Keimung der Chlamydosporen bereits nach einigen Stunden und zwar sowohl zur Tages- als auch zur Nachtzeit. Bei *Protomyces macrosporus* erst nach 3—4 Tagen und dann fast ausschliesslich in den Nachtstunden. Das austretende Endosporium hat einen grösseren Durchmesser als dasjenige von *Protomyces macrosporus* bei ungefähr gleicher Sporengrösse. (Vergl. das beiliegende Entwicklungsschema).

2. Biologische Unterschiede.

Die Chlamydosporen von *Protomyces inundatus* sind nicht obligate Dauersporen, dagegen können diejenigen, welche im Fruchtknotengewebe entstehen, die Funktion von Dauersporen übernehmen. Letztere sind aber auch nur fakultative Dauersporen, da sie einer Winterruhe nicht bedürfen, um ihre Keimfähigkeit zu erlangen. Die Chlamydosporen von *Protomyces macrosporus* sind dagegen Dauersporen, sie bedürfen einer Ruheperiode, um ihre Keimfähigkeit zu erlangen.

Die vorliegende Untersuchung zeigt, wie bei den einzelnen Spezies einer auf den ersten Blick so einheitlich erscheinenden Pilzgattung doch in manchen Punkten der Entwicklungsgeschichte und namentlich auch der Biologie abweichende Verhältnisse in die Erscheinung treten können.

Für die systematische Stellung eines Organismus sind im allgemeinen in erster Linie seine cytologischen Verhältnisse massgebend.

Auf Grund unserer Untersuchungen sind wir demnach berechtigt, den *Apium*-Pilz der Gattung *Protomyces* zuzuweisen, dabei stellen wir besonders auf die Tatsache ab, dass die Endosporen in wandständigen Sporenmutterzellen gebildet werden.

Nachdem wir nun gesehen haben, dass bei *Protomyces inundatus* die Endosporenbildung, sowohl in der Chlamydospore als auch im austretenden Endosporium stattfinden kann, glauben wir diesem Punkt bei der systematischen Einteilung nicht mehr so grosse Bedeutung beimessen zu dürfen, wie wir das bis dahin getan haben. Es erhebt sich hier auch die Frage, ob die von Lagerheim und Juel (5) aufgestellte Gattung *Taphridium (T. algeriense* auf *Ferula communis)* nicht auch fallen gelassen werden muss, wenn es sich bei einer Nachuntersuchung am lebenden Material herausstellen sollte, dass die Endosporenbildung hier mitunter vielleicht auch in einem austretenden Sporangium stattfinden könnte.

Gut begründet bleibt dagegen vorläufig die Gattung *Volkartia*, wo die Sporen regellos in der Chlamydospore entstehen. Es scheint mir aber gerechtfertigt, dass der *Apium* bewohnende *Protomyces* eine besondere Speziesbezeichnung erhält, und ich schlage deshalb vor, den bereits von Dangeard eingeführten Speziesnamen *inundatus* anzunehmen.

Die vorliegende Untersuchung wurde im Botanischen Institut der Universität Bern ausgeführt. Herrn Prof. Dr. Ed. Fischer spreche ich meinen besten Dank aus für die zahlreichen Ratschläge, mit welchen er meine Arbeit gefördert hat.

Bern, Botanisches Institut, im Oktober 1917.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. *v. Büren, G.* Die schweizerischen *Protomycetaceen* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. V, Heft 1. Bern 1915.
2. *Dangeard, P. A.* Les ancêtres des champignons supérieurs. «Le Botaniste». 9me série, Poitiers, 1903—1906, pag. 263 ff., Tafel XVII—XVIII und Textfiguren.
3. *Fischer, Ed.* Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze. Eine Vorarbeit zur monographischen Darstellung der schweizerischen Uredineen. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. I, Heft 1. Bern 1898.
4. *Hecke, L.* Versuche über die Biologie des Malvenrostes (Puccinia Malvacearum Mont). Mitt. d. landw. Lehrkanzeln der k. k. Hochschule f. Bodenkultur in Wien 1914. Bd. II, p. 455—466.
5. *Juel, H. O.* Taphridium Lagerheim et Juel. Bihang Till K. Swenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. 27, Afd. III, No. 16, 1902, p. 1—29.
6. *Klebahn, H.* Kulturversuche mit Rostpilzen. XV. Bericht 1912 und 1913. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 1914. Bd. 24, p. 1.—32.
7. *Klebahn, H.* Kulturversuche mit Rostpilzen. XVI. Bericht 1914 u. 1915. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 1916. Bd. 26, p. 257—277.
8. *Klincksiek* et *Valette.* Code des Couleurs, Paris 1908.
9. *Popta, C.* Beitrag zur Kenntnis der Hemiasci. Flora od. allgem. Botan. Zeitung. Bd. 86, 1899, Heft 1. p. 1—46.
10. *Sappin-Trouffy, P.* Note sur la place du Protomyces macrosporus Unger dans la classification. «Le Botaniste», 5me série, Poitiers, 1896—1897, p. 285—288. Mit Textfiguren.

Erklärung der Tafel.

Die Figuren 1—5, 8, 9 und 10 sind nach lebendem Material gezeichnet. Die Figuren 6 und 7 sind dagegen nach Mikrotompräparaten gezeichnet. Sämtliche Figuren wurden mit dem Abbé'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 1. Im Zentrum des ausgetretenen Sporangiums hat sich das Protoplasma verdichtet. Vergr. ca. 335 (Leitz Oc. 1 Obj. 7).

Fig. 2. Der Inhalt des Sporangiums ist stark vacuolisiert. Vergr. 335.

Fig. 3. In der Mitte des Sporangiums beginnen die Vacuolen zu verschmelzen. Vergr. ca. 335.

Fig. 4. Die Verschmelzung der Vacuolen ist weiter fortgeschritten. Vergr. 335.

Fig. 5. Sporangium mit einer grossen zentralen Vacuole. Das Plasma bildet einen Wandbelag, in welchem eine schwache radiale Streifung zu beobachten ist. Vergr. ca. 335.

Fig. 6. Sporenmutterzellen im optischen Querschnitt. Nach einem mit Haematoxylin gefärbten Präparat No. 5, Reihe 1, Schnitt 8. Vergr. ca. 1000 (Zeiss Comp. Oc. 8, Oel Immersion 2,0 mm).

Fig. 7. Sporenmutterzelle, die sich zur Vierteilung anschickt, die Kerne haben sich bereits geteilt. Jedes der Teilungsprodukte gibt einer Spore den Ursprung. Aus der Flächenansicht eines Wandbelages nach einem mit Haematoxylin gefärbten Präparat No. 7, R. 3, S. 5. Vergr. ca. 1500 (Zeiss Comp. Oc. 12, Oel Immersion 2,0 mm).

Fig. 8. Die Sporenmasse ist im ganzen Sporangium verteilt und von Vacuolen stark durchsetzt, so dass das Ganze das Aussehen einer Gitterkugel hat. Der Vacuolensaft beginnt sich aber bereits zwischen Sporangiumwand und Sporenmasse anzusammeln, was zur Kontraktion der letzteren führt. Zwischen Sporenmasse und Sporangiumwand werden schon einige Plasmaplatten sichtbar, welche die Vacuolen trennen. Vergr. ca. 335.

Fig. 9. Die Sporenmasse liegt nun ballförmig am Scheitel des Sporangiums zusammengedrängt. Vergr. ca. 335.

Fig. 10 a. Unkopulierte Endosporen mit je zwei stark lichtbrechenden Körperchen, die intravital mit Neutralrot gefärbt worden sind, metachromatische Körperchen? Vergr. ca. 800 (Leitz Oc. 3, Oel. Immersion $^1/_{12}$).

Fig. 10 b. Kopulierte Sporen. Vergr. ca. 800.

Fig. 10 c. Endosporen, bei denen die Kopulationsbrücke mehr polar als seitlich ansetzt. Dadurch kommt ein längliches Gebilde zu Stande, welches eine Keimung vortäuschen könnte. Vergr. ca. 600 (Leitz. Oc. 4, Obj. 7).

Erklärung der Tafel.

Die Figuren 1—5, 8, 9 und 10 sind nach lebendem Material gezeichnet.
Die Figuren 6 und 7 sind dagegen nach Material [illegible]
Sämtliche Figuren wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat [illegible]

Fig. 1. Im Zentrum des ausgetretenen Sporangiums [illegible] Protoplasma verdichtet. Vergr. ca. [illegible] Leitz [illegible]

Fig. 2. Der Inhalt des Sporangiums ist stark vacuolisiert. [illegible]

Fig. 3. In der Mitte des Sporangiums beginnen die Vacuolen [illegible] schmelzen. Vergr. ca. 335.

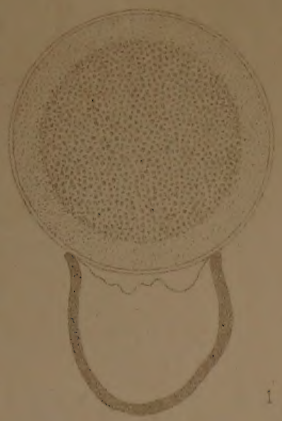
Fig. 4. Die Verschmelzung der Vacuolen ist weiter [illegible] Vergr. 335.

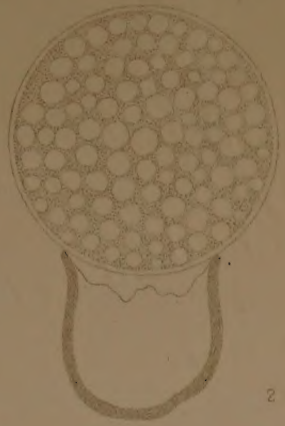
Fig. 5. Sporangium mit einer grossen zentralen Vacuole. [illegible] bildet einen Wandbelag, in welchem eine schwache radiale Streifung zu bemerken ist. Vergr. ca. 335.

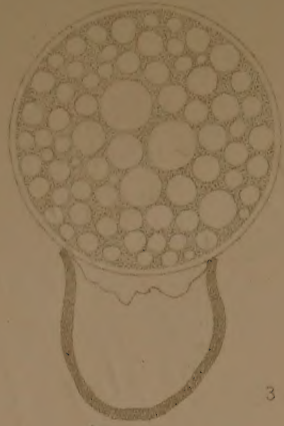
Fig. 6. Sporangium-Rest, mit zahlreichen Querscheidewänden [illegible] Vergr. ca. 1000 [illegible] Leitz Ocul. Oc. 8, Obj. [illegible]

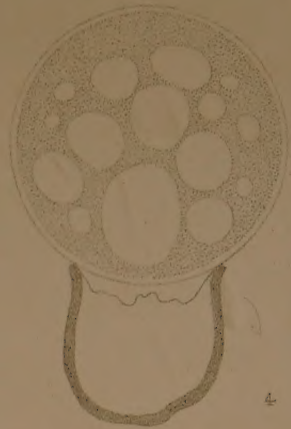
Fig. 7. Sporenmutterzelle, die sich zur Sporenbildung [illegible] Kerne gebildet hat, [illegible] geteilt. Vergr. [illegible]

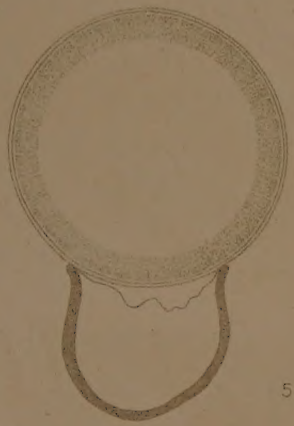
Protomyces inundatus Dangeard

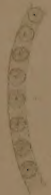

1


2

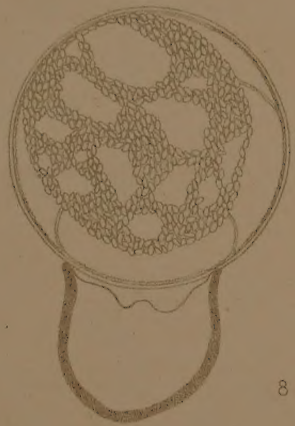

3

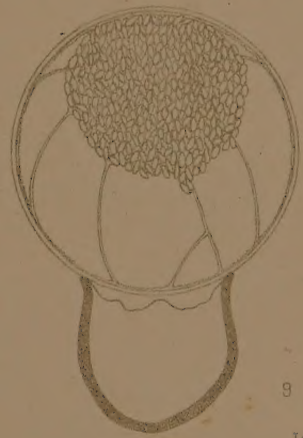

4


5


6

7


8


9

10

v.Büren gez.

Lith. Arnbruster Bern.